マツ枯れ進展における潜在感染木の役割に関する数理的研究

高 須 夫 悟^{*,1}

マツ材線虫病は100年以上にわたって深刻な森林病害であり、植物病理学、昆虫学、森林生態学などの実証的研究に加え、数理モデルを用いた数理的視点に基づく研究が精力的に展開されてきた。マツノザイセンチュウに感染しつつも感染当年には発病枯死しないマツの存在は以前から知られており、このようなマツの存在がマツ枯れ防除をすり抜けて被害拡大の重要な要因になり得る可能性が指摘されている。本研究は、センチュウに感染した翌年に発病枯死するマツを潜在感染木と限定して用い、潜在感染木の存在が健全マツとカミキリの個体群動態に及ぼす影響を数理的に解析する。特に、潜在感染木がカミキリを誘引して健全マツとの接触回数を増加させる効果がマツ枯れ進展にどのように影響するのかに注目した数理的解析を行う。解析結果から、1) 感染後の発病枯死が1年遅れる時間遅れの効果自体はマツ枯れ進展に大きく影響しないこと、2) 潜在感染木がカミキリを誘引して健全マツとの接触回数を高める効果（誘引効果）がマツ枯れ進展に大きく影響すること、が明らかになった。本モデルで仮定した誘引効果の実証的な測定・検証が求められる。

キーワード：マツ枯れ、潜在感染木、個体群動態、数理モデル

Fugo Takasu^{*,1} (2019) A Mathematical Modeling of the Effect of Asymptomatic Carrier Trees on the Spread of the Pine Wilt Disease. J Jpn For Soc 101: 30-34 Pine wilt disease has been a serious threat to pine trees. Extensive efforts have been carried out to elucidate the disease mechanisms and to control the disease from a variety of research disciplines such as plant pathology, entomology, forest ecology, and mathematical modeling approaches. It has been known that some pine trees infected by the pine wood nematode do not exhibit the disease symptom and these asymptomatic carrier trees could be a source of new beetles that contribute to spread the disease to new susceptible trees. In this study, I define asymptomatic carrier tree as those that exhibit the disease symptom in the next year after the nematode infection. Mathematical analysis shows that 1) The delay in time to exhibit the disease itself does not contribute much to the disease spread, but 2) The effect of asymptomatic carrier trees to attract beetles in early summer is crucial for the disease spread by increasing contacts of beetles with susceptible trees. Empirical measurement and test of the effect of asymptomatic carrier trees to attract beetles is worth to challenge.

Key words: pine wilt disease, asymptomatic carrier trees, population dynamics, mathematical model

I. は じ め に

マツ材線虫病（以後、マツ枯れ）は20世紀初頭の発生以来、依然として深刻な森林病害であり続けている。病原体のマツノザイセンチュウ *Bursaphelenchus xylophilus*（以後、センチュウ）はマツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus*（以後、カミキリ）によって媒介され、センチュウに感染した健全マツは樹脂滲出の停止、針葉の退色などの病状を示し、やがて枯死してカミキリに産卵場所を提供する。カミキリ幼虫は枯死木中で成長し、翌年の感染シーズンにセンチュウを保持した新成虫が羽化し、新たな健全マツにセンチュウを媒介する。センチュウとカミキリの相利共生関係により、マツ枯れは一端侵入を許してしまうと急激に拡大し、被害は日本のみならず、韓国、中国、ヨーロッパにまで拡がりつつある（二井 2003; Kwon TS *et al.* 2011; Choi and Park 2012; Futai 2013）。

マツ枯れの効果的な防除には、植物病理学、昆虫学、森林生態学など複数分野の知見が欠かせないことはいままでもない。実証的アプローチを主体とするこれらの研究に対して、吉村らは数理モデルを用いたマツ枯れ被害拡大の数理的解析を行っている（Yoshimura *et al.* 1999）。この数理的研究では、センチュウに未感染の健全マツとセンチュウを保持したカミキリの2種系個体群動態を外部からのカミ

キリ移入を無視した閉鎖系モデルとして構築し、実証研究で推定されたパラメータ値を用いて被害拡大を防ぐために必要なカミキリ駆除率などの解析を行っている。カミキリは羽化後の後食の際に健全マツにセンチュウを感染させ（1度目の接触）、性成熟後に感染により発病枯死したマツに産卵する（2度目の接触）ことで繁殖することから、カミキリの個体群動態は必然的にアリー効果（1個体の繁殖成功度が個体密度に正に比例する）が働く。したがって、ある閾値以下にカミキリ個体群密度を下げることであれば、カミキリ個体群密度は自発的にゼロに向かうという数理的にはよく知られた知見が吉村らによる数理的研究の根底にある。

吉村らの数理モデルでは、センチュウに感染したマツは数週間後にすべて発病枯死してカミキリの産卵対象となることが仮定されている。つまり、感染したマツはすべて感染当年に発病して枯死する当年枯れ木となることを前提としたモデルである。しかし、すべての感染マツはカミキリが性成熟する間に必ずしも発病枯死する訳ではなく、センチュウに感染しつつも樹脂滲出停止などの病状を示さず、感染当年には枯死しないマツの存在は以前から知られていた（二井 2003; Futai 2003, 2013）。

外見上、健全マツと見分けが付かない潜在感染木の存在は、マツ枯れ拡大の重要な要因になりうる可能性が指摘さ

*連絡先著者（Corresponding author）E-mail: takasu@es.nara-wu.ac.jp

¹ 奈良女子大学理学部化学生物環境学科 〒630-8506 奈良県奈良市北魚屋西町（Department of Chemistry, Biology, and Environmental Science, Nara Women's University, Kita-Uoya Nishimachi, Nara, Nara 630-8506, Japan）
（2017年12月26日受付：2018年3月7日受理）

図-1. マツとカミキリの時系列関係

初夏に羽化したカミキリは健全マツに飛来して後食の際にセンチウを感染させる。センチウに感染したマツのうち一定の割合は1年遅れで発病枯死する潜在感染木となり、残りは感染当年中の数週間後に発病枯死する当年枯れ木となる。 $t+1$ 年のカミキリ個体群密度は t 年に産卵可能な発病枯死木の個体群密度に依存するが、これは t 年に感染した当年枯死木と、 $t-1$ 年に感染して t 年に発病枯死する潜在感染木との合計で与えられる。新たに感染したマツの個体群密度を灰色破線で示す。感染後発病枯死に至ったマツを黒色実線で示す。

れている（二井 2017）。潜在感染木は健全マツと区別することが困難なため防除をすり抜け、翌年初夏頃に発病枯死した場合揮発性誘引物質を放出することで周囲の林分からカミキリを誘引し、これがマツ枯れ被害の拡大につながっているという可能性がある。

本研究では、潜在感染木の存在が健全マツとカミキリの個体群動態に及ぼす影響に注目し、吉村モデルを拡張した数値的な解析を行う。実証研究の見地からは、二井（2017）が指摘したように、外部からカミキリが誘引される開放系を仮定すべきであるが、本モデルでは吉村モデルの拡張に重点を置き、閉鎖系を仮定する。潜在感染木が感染後どの時点で発病枯死に至るかは相当の幅があると考えられている（Futai 2003；二井 2017）。本研究では、カミキリの後食によってセンチウに感染したマツのうち、感染当年には発症せず、翌年のカミキリが羽化する初夏頃に発病枯死するマツを潜在感染木と限定して用いる。図-1に本モデルで仮定するマツとカミキリの時系列関係を示す。

II. 方法（モデル）

先行研究（Yoshimura *et al.* 1999）に倣い、センチウに感染していない健全マツ集団（以後、健全マツ）とカミキリ集団（以後、カミキリ）の閉鎖系離散時間個体群動態モデルを考える。あるマツ林分のみ注目し、外部からのカミキリの移入を無視するモデルである。本モデルでは以下の点を仮定する。健全マツとカミキリの個体群密度はカミキリ成虫が出現する初夏の時点のものとし、 t 年における個体群密度をそれぞれ H_t , P_t で表す。すべてのカミキリ成虫は感染を引き起こすに十分な数のセンチウを保持しており、羽化後、後食のため移動分散を繰り返し、後食を行った健全マツにセンチウを感染させる。センチウに感染したマツのうち、割合 m は感染当年中には発病せず、翌年初夏頃に発病枯死してカミキリの産卵対象となる潜在感染木になり、残りの割合 $1-m$ が感染当年に発病枯死してカミキリの産卵対象となる当年枯れ木になる。割合 m は定数とする（ $0 \leq m \leq 1$ ）。潜在感染木は翌年夏頃に発病して揮発性物質を放出することで羽化直後のカミキリを誘引して健全マツが感染する確率を高める誘引効果を持つ。カミキリは前年に感染し当年に発病枯死した潜在感染

木と当年感染して発病枯死した当年枯れ木のみに産卵する。年の終わりに枯死木を伐採燻蒸することでカミキリミシ幼虫を駆除する効率を θ とする（ $0 \leq \theta \leq 1$ ）。本研究では比較的短期間の個体群動態に注目するため、健全マツの再生産は考えない。

以上の仮定を元に、健全マツの個体群動態を次式で記述する。

$$H_{t+1} = \exp[-\alpha P_t - \beta \hat{H}_{t-1} P_t] H_t \quad (1)$$

ここで、指数項 $\exp[-\alpha P_t - \beta \hat{H}_{t-1} P_t]$ は、 t 年に健全マツが感染を免れる確率であり、 α はカミキリの移動分散によるセンチウの感染効率（Yoshimura *et al.* 1999）、 β は潜在感染木がカミキリを誘引することでカミキリと健全マツとの接触回数を高める効果を表すパラメータ、 $\hat{H}_{t-1}$ は $t-1$ 年に感染して t 年に発症する潜在感染木の個体群密度である。 α と β はそれぞれ定数とする。この指数項は、カミキリとの平均接触回数が $-\alpha P_t - \beta \hat{H}_{t-1} P_t$ で与えられるポアソン分布の第ゼロ項（一度も接触が起こらない確率）である。

$\hat{H}_{t-1}$ は、 $t-1$ 年に感染した感染マツが潜在感染木になる割合 m を用いて

$$\hat{H}_{t-1} = m(1 - \exp[-\alpha P_{t-1} - \beta \hat{H}_{t-2} P_{t-1}]) H_{t-1} \quad (2)$$

で与えられる。ここで、 $\hat{H}_{t-1}$ は $t-2$ 年に感染した潜在感染木個体群密度 $\hat{H}_{t-2}$ に依存することに注意。同様に、 t 年に感染した当年枯死木の個体群密度は

$$\tilde{H}_t = (1 - m)(1 - \exp[-\alpha P_t - \beta \hat{H}_{t-1} P_t]) H_t \quad (3)$$

で与えられる。

翌年 $t+1$ のカミキリ成虫は、 t 年に感染した当年枯死木と $t-1$ 年に感染して t 年に発病枯死する潜在感染木から発生することから、カミキリの個体群動態として次式を得る。

$$P_{t+1} = (1 - \theta) F(P_t, \tilde{H}_t + \hat{H}_{t-1}) (\tilde{H}_t + \hat{H}_{t-1}) \quad (4)$$

ここで、 $F(P_t, \tilde{H}_t + \hat{H}_{t-1})$ は、 t 年にカミキリが産卵可能な発病枯死木1本当たりのカミキリ再生算数であり、枯死木中のカミキリ幼虫種内競争を考慮して次式で与える（Yoshimura *et al.* 1999）

表-1. 本モデルで用いるパラメータの推定値

K	カミキリ雌1匹の最大卵数	80
σ	カミキリ性比(雌)	0.48
S	マツ1本の表皮面積	2.4 m^2
α	感染効率	7.7 m^{-2}
a	$1/a$ が産卵効率を表す	0.022 m^{-2}

$$F(P_t, \tilde{H}_t + \hat{H}_{t-1}) = \frac{0.98\sigma SKP_t}{S(a + \tilde{H}_t + \hat{H}_{t-1}) + 0.065\sigma KP_t} \quad (5)$$

パラメータ σ , S , K , a はそれぞれ, カミキリ性比, マツ1本の表面積, カミキリ雌1匹が生む最大卵数, 産卵効率であり, 本論文では Yoshimura *et al.* (1999) の推定値を用いる(表-1)。

初期条件として健全マツのみから構成される林分に少数のカミキリが侵入した状況を想定する ($H_0 = 0.263 \text{ m}^{-2}$, $P_0 = 0.03 \text{ m}^{-2}$, Yoshimura *et al.* 1999)。侵入当初は潜在感染木は存在しないとする。感染マツのうち潜在感染木になる割合が $m=0$ であれば本モデルは吉村モデル (Yoshimura *et al.* 1999) に帰着する。

感染マツが潜在感染木になる割合 m と潜在感染木がカミキリを誘引する効果 β が本モデルで用いる新たなパラメータであり, 本研究ではこれら二つのパラメータに注目して解析を進める。

III. 結 果

1. 潜在感染木の影響 (誘引効果がない場合)

最初に, 潜在感染木がカミキリを誘引する効果を見捨てる場合 ($\beta=0$), 潜在感染木になる割合 m が健全マツとカミキリの個体群動態に及ぼす影響を仮想的なカミキリ駆除率 $\theta=0.9$, 0.95 の2通りについて示す(図-2)。

駆除率を $\theta=0.9$ と設定する場合, 吉村モデルに相当する $m=0$ では, カミキリの侵入が可能でありマツ枯れは拡大する。カミキリ個体群密度は急激に増加し, 最終的にはほぼすべてのマツが感染することになる(残った健全マツはほぼゼロ)。潜在感染木になる割合 m が大きくなるにつれてカミキリ個体群密度の初期増加は緩やかになり, 健全マツの減少も緩やかになる。すべての感染マツが潜在感染木となる極端な場合 ($m=1$), 侵入初年にカミキリが産卵

可能な発病枯死木は存在せずカミキリは産卵できないため, カミキリは翌年には消滅する。駆除率を高く設定した場合 ($\theta=0.95$), 割合 m によらずカミキリは単調に減少する。これは, カミキリの再生産には健全マツに一度, 当年枯死木に一度の計二度接触する必要があること(マツを発病枯死に至らしめる感染のための接触と産卵のための接触)に起因するアリー効果によるものである (Yoshimura *et al.* 1999)。

いずれの駆除率の場合も割合 m が大きくなるにつれて, 健全マツの減少は緩やかになる。これは, 潜在感染木が1年遅れてカミキリに産卵場所を提供する時間遅れの効果である。健全マツは単調に減少していくので, 1年遅れて産卵場所を提供する潜在感染木はカミキリの再生産の一部を1年遅らせることで結果的にカミキリ再生産を低くすることによる効果である。最終的に残存する健全マツの個体群密度は割合 m に依存するものの, 駆除率が低くマツ枯れ被害が拡大する場合 ($\theta=0.9$), 大きくは依存しない ($m=1$ という極端な場合を除き, ほぼすべてのマツが感染枯死する)。

2. 潜在感染木の誘引効果が及ぼす影響

感染したマツが潜在感染木になる割合 m に関する定量的なデータはないものの, 仮に $m=0.2$ とした場合に, 誘引効果 β が健全マツとカミキリの個体群動態に及ぼす影響を解析した結果を図-3に示す。誘引効果 β の定量的な評価は皆無であるため, ここでは, 仮想的に $\beta=100, 200, 400, 800, 1600$ の5通りについて解析した。

カミキリ駆除率を $\theta=0.9$ とした場合, 潜在感染木がカミキリを誘引する効果 β を大きくするにつれてカミキリはより急激に増加するようになり, これに伴い健全マツはより急激に減少する。カミキリ駆除率 $\theta=0.95$ の場合, 誘引効果 β を大きくすると, カミキリ個体群密度は誘引効果がない ($\beta=0$) 場合の単調減少から増加傾向を示すようになり, 健全マツはより急激に減少する。

図-3に示した健全マツとカミキリの個体群動態において, カミキリ1個体当たりが寄与する感染効率 $\alpha + \beta \hat{H}_{t-1}$ (健全マツ1本当たりの平均感染回数をカミキリ個体群密度で割ったもの)の二つの項, α と $\beta \hat{H}_{t-1}$ を図-4に示す。カミキリ駆除率にかかわらず, 誘引効果 β がより大きく

図-2. 潜在感染木になる割合 m と健全マツとカミキリ個体群動態

カミキリ誘引効果がない場合 ($\beta=0$)。a) 駆除率 $\theta=0.9$, b) 駆除率 $\theta=0.95$ 。健全マツ個体群密度 H_t を黒色破線, カミキリ個体群密度 P_t を灰色実線で示す。潜在感染木になる割合 m は, 健全マツについては下から順に, カミキリについては上から順にそれぞれ, $m=0.0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0$ 。初期条件は $H_0=0.263$, $P_0=0.03$ 。

図-3. 潜在感染木のコミキリ誘引効果が健全マツとコミキリ個体群動態に及ぼす影響

a) 駆除率 $\theta=0.9$, b) 駆除率 $\theta=0.95$. 健全マツ個体群密度 H_t を黒色破線, コミキリ個体群密度 P_t を灰色実線で示す。潜在感染木になる割合は $m=0.2$ に固定, 誘引効果 β は, 健全マツについては上から順に, コミキリについては $t=2$ の値で下から順にそれぞれ $\beta=0, 100, 200, 400, 800, 1600$ 。初期条件は $H_0=0.263, P_0=0.03$ 。

図-4. 図-3 の個体群動態においてコミキリ 1 個体が寄与する感染効率

a) 駆除率 $\theta=0.9$, b) 駆除率 $\theta=0.95$. 吉村モデルで仮定された感染効率 α (定数) を灰色破線, 潜在感染木がコミキリを誘引することによる感染効率 $\beta\hat{H}_{t-1}$ を黒色実線 (下から順にそれぞれ $\beta=0, 100, 200, 400, 800, 1600$) で示す。 $\theta=0.9$ のとき $\beta\hat{H}_2=48.06$, $\theta=0.95$ のとき $\beta\hat{H}_2=31.42$, $\beta\hat{H}_3=24.84$ 。

なるほど前年に感染した潜在感染木が新たな感染に寄与する効果が大きくなり, 健全マツはより急速に減少する。誘引効果 β が大きいとき, $t=2$ 年目に潜在感染木による感染効率が最大値をとり, $t=3$ 年目の健全マツ個体群密度が大きく減少している (図-3)。

IV. 考 察

本論文は, 先行研究で提案された吉村モデル (Yoshimura *et al.* 1999) を拡張し, 感染したマツの一部が翌年に発病枯死する潜在感染木となることを仮定し, 翌年の初夏にコミキリを誘引することで感染拡大をもたらす潜在感染木がマツ枯れ拡大に及ぼす影響を数理的に解析した。鍵となるパラメータは, 感染マツが潜在感染木になる割合 m と潜在感染木がコミキリを誘引する効果 β の二つである。 $m=0$ とすれば吉村モデルに帰着するため, m と β が健全マツとコミキリの個体群動態に及ぼす影響を吉村モデルと比較して客観的に比較可能である。

数理解析の結果, 潜在感染木がコミキリを誘引する効果がなければ ($\beta=0$), 潜在感染木は 1 年遅れてコミキリに産卵場所を提供するだけであり, マツ枯れの拡大には大きく影響しないが, 誘引効果が十分大きければ潜在感染木の存在はマツ枯れ拡大に大きく影響することが明らかになった。本モデルでは, 健全マツが感染する際のコミキリ 1 個体当たりの平均接触回数が潜在感染木の個体群密度に比例

して増えることを仮定したため (誘引効果パラメータ β が比例係数), この結果は直感的にも十分納得できるものではある。しかし, 現実系において潜在感染木がどの程度コミキリを誘引するかについての定量的なデータは皆無である。本モデルで用いた誘引効果 β は潜在感染木による誘引によってコミキリがマツに接触する回数に関するパラメータである。初夏に発病枯死して揮発性物質を放出する潜在感染木が, 実際どの程度, 羽化直後のコミキリを誘引して感染確率を高めているかを定量的に評価することが必要である。

また, 本モデルでは潜在感染木は感染後の翌年初夏にすべて発病枯死することを仮定したが, 感染後も複数年にわたって生存して病状を示さない潜在感染木の存在は否定できない。複数年生存する潜在感染木の存在が無視できない場合, 年を経るにつれて潜在感染木は林分内に蓄積していくことから, マツ枯れ拡大に大きく影響すると考えられる。健全マツが感染後, どのような状態を経て最終的に発病枯死に至るかに関する詳細な情報が得られれば, この効果を考慮した数理モデル解析が可能になる。感染後の病徴進展は気温などの気候条件にも左右されると考えられる。この点を考慮した植物病理学の観点からの研究が待たれるところである。

本研究では, 局所的なマツ林に注目し, 外部からのコミキリの移入を無視した閉鎖系個体群動態モデルを解析した。

しかし、現実には、人為的なカミキリ駆除が及ばない他のマツ林からのカミキリ飛来が常に起こりうる。こうした外部からのカミキリの移入は局所的な健全マツとカミキリの個体群動態に大きく影響すると考えられる。局所的な個体群密度のみに注目する閉鎖系個体群動態モデルはいくつかの数理的アプローチによって、外部からの移入を明示的に記述可能な空間個体群動態モデルに拡張可能である (Takasu *et al.* 2000; Togashi and Shigesada 2006; Lee *et al.* 2007; Takasu 2009; Nguyen *et al.* 2017)。潜在感染木の存在を組み込んだ本モデルを空間個体群動態モデルに拡張し、カミキリの移動距離に関する知見 (Ito 1982; Fujioka 1993; Shibata 1986; Etxebeste *et al.* 2016) を踏まえた解析を行うことが必要である。今後の研究が待たれるところである。

引用文献

- Choi WI, Park YS (2012) Dispersal patterns of exotic forest pests in South Korea. *Insect Sci* 19: 535-548
- Etxebeste I, Sanchez-Husillos E, Álvarez G, Mas i Gisbert H, Pajares J (2016) Dispersal of *Monochamus galloprovincialis* (Col.: Cerambycidae) as recorded by mark-release-recapture using pheromone traps. *J Appl Entomol* 140: 485-499
- Fujioka H (1993) A report on the habit of *Monochamus alternatus* Hope in Akita Prefecture. *Bull Akita Pref For Tech Ctr* 2: 40-56 (in Japanese)
- 二井一禎 (2003) マツ枯れは森の感染症—森林微生物相互関係論ノート—. 文一総合出版
- Futai K (2003) Role of asymptomatic carrier trees in epidemic spread of pine wilt disease. *J For Res* 8: 253-260
- Futai K (2013) Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annu Rev Phytopathol* 51: 61-83
- 二井一禎 (2017) 潜在感染木とマツ枯れ防除戦略. 森林防疫 66 (2): 48-55
- Ito K (1982) The tethered flight of the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *J Jpn For Soc* 64: 395-397
- Kwon TS, Shin JH, Lim JH, Kim YK, Lee EJ (2011) Management of pine wilt disease in Korea through preventative silvicultural control. *For Ecol Manag* 261: 562-569
- Lee SD, Park S, Park YS, Chung YJ, Lee BY, Chon TS (2007) Range expansion of forest pest populations by using the lattice model. *Ecol Model* 203: 157-166
- Nguyen TV, Park YS, Jeoung CS, Choi WI, Kim YK, Jung IH, Shigesada N, Kawasaki K, Takasu F, Chon TS (2017) Spatially explicit model applied to pine wilt disease dispersal based on host plant infestation. *Ecol Model* 333: 54-62
- Shibata E (1986) Dispersal movement of the adult Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera, Cerambycidae) in a young pine forest. *Appl Entomol Zool* 21: 184-186
- Takasu F, Yamamoto N, Kawasaki K, Togashi K, Kishi Y, Shigesada N (2000) Modeling the expansion of an introduced tree disease. *Biol Invasions* 2: 141-150
- Takasu F (2009) Individual-based modeling of the spread of pine wilt disease: vector beetle dispersal and the Allee effect. *Popul Ecol* 51: 399-409
- Togashi K, Shigesada N (2006) Spread of the pinewood nematode vectored by the Japanese pine sawyer: modeling and analytical approaches. *Popul Ecol* 48: 271-283
- Yoshimura A, Kawasaki K, Takasu F, Togashi K, Futai K, Shigesada N (1999) Modeling the spread of pine wilt disease caused by nematodes with pine sawyers as vector. *Ecology* 80: 1691-1702